Studien über Entwicklung der Farne.

Von H. Leitgeb.

(Mit 1 Tafel.)

I. Die Dorsiventralität der Prothallien und ihre Abhängigkeit vom Lichte.

Die Dorsiventralität der Prothallien ist, wie ich zeigte,[1] eine Wirkung des Lichtes, und ist denselben nicht inhärent, so dass durch Wechsel der Beleuchtung eine Umkehrung der Thallusseiten möglich ist.

Ich habe seit Bekanntgabe jener Beobachtung mich fortwährend mit diesem Gegenstande beschäftigt, weniger desshalb, um die Richtigkeit jener Beobachtung zu prüfen, die für mich vom Anfange an über jeden Zweifel war, als vielmehr desshalb, um die Frage zu beantworten, ob der Ort der Anlage der Organe am Embryo von seiner Lage im Prothallium (und Archegon) bestimmt sei, oder von diesen unabhängig, etwa durch äussere Agentien, namentlich durch die Schwerkraft, beeinflusst werde.

Ich werde darüber in einem anderen Capitel referiren; hier habe ich nur die Absicht, die Methoden bekannt zu machen, welche ich anwendete, und weiters einige Erscheinungen mitzutheilen, welche ich an unter geänderten äusseren Verhältnissen gezogenen Prothallien kennen zu lernen Gelegenheit hatte.

1. Versuche mit *Ceratopteris thalictroides.*

Die Vorgänge bei der Keimung der Sporen dieser Pflanze und bei der Entwicklung der Prothallien sind durch die Untersuchungen Kny's[2] genau bekannt. Der Umstand, ein schon

---

[1] Flora, 1877, Nr. 11.

[2] Entwicklung der Parkeriaceen. Nova Acta, Band XXXVII.

genau untersuchtes Object zu den Versuchen verwenden zu können, und weiters die Grösse der Sporen, ihre rasche Keimung und die frühe Entwicklung der Geschlechtsorgane an dem Prothallium, diese bei Keimversuchen nicht hoch genug anzuschlagenden Vorzüge des Objectes, bestimmten mich, vor Allem diese Pflanze zu den Experimenten zu verwenden.

A. Es ist durch Kny bekannt, dass bei der Keimung der Sporen zuerst das Exospor in der Richtung der am Scheitel zusammentreffenden Leisten gesprengt wird, und dass an dieser Stelle später ein konisches Wärzchen als Andeutung des späteren Vorkeimes hervortritt, der an seinem Scheitel eine „keilförmige“ Scheitelzelle erkennen lässt.

Die von Kny auf Tafel I, Figur 3, abgebildeten Zustände sind weitaus die häufigsten und ich habe sie an allen, vielfach abgänderten Culturen immer beobachtet. Es ergaben sich nun bezüglich dieser ersten Keimungsstadien folgende Fragen:

Da die Stelle, wo das Prothallium aus der Spore hervortritt, durch die Organisation der Spore bestimmt, und somit nur von der Lage der Spore am Substrate abhängig ist, so wird selbstverständlich weder Licht noch Schwerkraft auf die Lage der Auskeimungsstelle einen Einfluss nehmen können, und es wird also das Keimwärzchen in Bezug auf seine Lage an der Spore weder zum Lichtstrahle noch zur Schwerkraft irgend welche Beziehungen zeigen. Wohl aber wird dies möglich sein, bezüglich der Orientirung der Scheitelzelle, und somit bezüglich der Lage der die beiden Segmentreihen aufnehmende Ebene.

Zur Entscheidung dieser Frage war es nun nothwendig, die Spore vor ihrer Keimung zu fixiren, und sie in dieser Lage später der Untersuchung zu unterwerfen. Ich bewerkstelligte dies anfangs in der Weise, dass ich in die Mitte eines Objectträgers einen Tropfen von geschmolzenem Wachs oder Stearin brachte, nach seinem Erstarren nun ringsum an seinem Rande Sporen legte und nun den Objectträger vorsichtig erwärmte. Die trockenen Sporen kleben dem wieder halbflüssig gewordenen Stoffe an, und es kann nun der Objectträger in jede beliebige Lage gebracht werden. Da die Keimung der Sporen auch unter Wasser recht gut vor sich geht, so war durch Untertauchen der Objectträger, der sonstigen Schwierigkeit, des gleichmässigen Feuchthaltens

der Culturen leicht abzuhelfen. Ein grosser Theil der Sporen keimte auch in der That aus, und jene, bei welchen das Keimwärzchen über den Rand des Klebtropfens nach auswärts gewachsen war, konnten nun direct der Beobachtung unter dem Mikroskope und zwar bei durchfallendem Lichte unterzogen werden. Da aber häufig die Klebtropfen sich später doch vom Glase ablösten, so griff ich zu einem anderen Culturverfahren: Stückchen feinsten Seidenpapieres wurden behufs Tödtung etwa vorhandener Pilzsporen zuerst einige Zeit in Alkohol gelegt, dann mit destillirtem Wasser ausgewaschen und nun mit Nährstofflösung getränkt. Derart präparirt, wurden sie in ziemlich flache Uhrgläser gelegt, und nun gegen den Rand hin mit einzelnen Sporen besäet, ihre Mitte — die tiefste Stelle im Uhrgläschen — aber frei gelassen, um von dieser Stelle aus das Papier fortwährend feucht erhalten zu können, da ich es absichtlich unterliess, die Culturen in vollkommen abgeschlossenem (dampfgesättigtem) Raume zu halten, und die Glasglocken nur locker aufsetzte. Das Papier war genügend durchsichtig, um die Uhrgläschen direct unter das Mikroskop zu bringen.

Die so vorbereiteten Culturen wurden am Fensterbrette gehalten.

Wie zu erwarten war, brachen die Keimwärzchen nach allen Seiten (der Lage der Sporen entsprechend) hervor, und da die Spore, durch die vorhergegangene Bildung eines Rhizoides, dem bald mehrere nachfolgen, am Substrate fixirt ist, so konnte die Lage des Keimwärzchens mit grosser Wahrscheinlichkeit auch als die ursprüngliche angesehen werden. Es zeigte sich nun, dass die Keimwärzchen, mochten sie nun an der Fenster- oder Zimmerseite, rechts oder links aus der Spore hervorbrechen, ihre Fläche in verticaler Richtung ausbildeten, dem Beschauer also die schmale Seite und somit eine Segmentreihe zukehrten.[1] Die Scheitelzelle hatte sich also, und gewiss nur unter dem Einflusse der Schwerkraft, so orientirt, dass die Segmente abwechselnd zenith- und erdwärts gekehrt waren.[2] Es steht also

---

[1] Man vergleiche Kny, l. c. (Tafel I (XVIII), Fig. 3 *b*.

[2] Eine ähnliche Beobachtung habe ich seinerzeit an den keimenden Sporen von *Lophocolea* gemacht, wo bei Constituirung der Scheitelzelle und

die Prothalliumfläche anfangs vertical, später aber finden wir sie mehr weniger horizontal. Die Lagenveränderung des Prothalliums, die an einigen früher, an anderen später eintritt, wird in verschiedener Weise bewirkt. Am einfachsten war dies der Fall bei jenen, die ihren Scheitel vertical nach aufwärts gerichtet hatten und dem einfallenden Lichtstrahle eine Fläche zukehrten. Sie wurden an der beleuchteten Seite concav, krümmten sich also gegen das Licht und legten dadurch schon ihre Fläche horizontal. Die nach rechts und links abgehenden zeigten ebenfalls ein Concavwerden an der Lichtseite, dann aber trat eine Drehung des hinteren unmittelbar über der Spore befindlichen schmäleren Prothalliumtheiles, der fast immer beiderseits Rhizoiden trägt, ein, die offenbar durch stärkeres Längenwachsthum einer Seitenkante bewirkt wurde. Ähnliche Drehungen der hinteren schmäleren Prothalliumtheile wurden beobachtet an den nach vor- und rückwärts (Fenster- und Zimmerseite) aus der Spore hervorgewachsenen und ebenso an jenen Prothallien, deren Scheitel zwar vertical nach aufwärts wuchs, die aber ihre Fläche in der Richtung des einfallenden Lichtstrahles ausgebildet hatten.[1]

Da die Culturen leider bald und noch vor Entwicklung von Geschlechtsorganen zu Grunde gingen, so konnten mit den so gezogenen Prothallien keine weiteren Versuche angestellt werden. Es hatten aber die oben mitgetheilten Beobachtungen ergeben, dass die Schwerkraft in den ersten Stadien der Keimung insoweit einen orientirenden Einfluss auf das Wachsthum ausübt, als die Theilungen der Scheitelzelle in einer Verticalebene vorsichgehen, und die primäre Prothalliumfläche vertical steht. Es ist also in diesem Stadium ein Gegensatz beider Seiten (die

der Anlage des Pflänzchens in der Endzelle des Keimschlauches, die erste schiefe Wand erdwärts gekehrt ist, das erste Segment somit ventral gelegen erscheint (Untersuchungen über die Lebermoose, Heft II, p. 66).

[1] An den in verticaler Richtung aus der Spore hervorgebrochenen Keimwärzchen konnte offenbar die Schwere auf die Orientirung der Scheitelzelle keinen Einfluss nehmen. Wovon es abhängig ist, dass einige ihre Fläche senkrecht auf den Lichtstrahl, andere diesem parallel gestellt hatten, weiss ich nicht, wenn nicht vielleicht auch hier eine wohl immer vorhandene, wenn auch ganz geringe Divergenz der Wachsthumsrichtung von der Verticalen denn doch die Schwerkraft zur Geltung kommen lässt.

Dorsiventralität) noch nicht vorhanden, die erst später zur Ausbildung gelangt, wenn die Prothallfläche sich senkrecht auf die Richtung des einfallenden Lichtstrahles zu stellen strebt.

B. Unter normalen Verhältnissen (horizontales Substrat und allseitige Beleuchtung) gemachte Culturen zeigen die Flächen der entwickelten Prothallien bekanntlich mehr oder weniger dem Substrate anliegend und die denselben zugekehrte Seite wird zur rhizoiden- und archegonientragenden Seite ausgebildet. Hängt man nun solche Culturen verkehrt über einer Spiegelfläche auf, so bleibt auch jetzt die dem Substrate zugekehrte und beschattete, aber nun zenithwärts sehende Fläche als (Anhangsorgane tragende) Ventralfläche ausgebildet. Es gilt dies auch für die fortwachsenden, nicht mit dem Substrate in Berührung befindlichen Sprossenden. Es zeigt uns dies, dass die Schwerkraft eine Umkehrung der Thallusseiten nicht zu bewirken vermag. (Man vergl. *D.*)

C. Werden Sporenaussaaten auf horizontaler Unterlage einseitig beleuchtet, so wachsen die Prothallien in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle schief nach auf- und rückwärts und kehren eine Seite dem Lichte zu, die auch als Dorsalseite ausgebildet wird. Werden solche Culturen nun in der Horizontalebene um 180° gedreht, und somit die Ventralseite, die aber noch immer erdwärts gekehrt ist, beleuchtet, so tritt eine Umkehrung der Thallusseiten ein, indem die nun beschattete, aber noch immer zenithwärts gekehrte Seite als Ventralseite ausgebildet wird. Es tritt dies aber nie an allen Prothallien ein. Ein Theil der Prothallien, und zwar, wie es mir scheint, jene, welche vor der Umkehrung nur wenig über das Substrat aufgerichtet waren, bei denen also durch die Umkehrung eine volle Beschattung der früher beleuchteten Seite nicht erzielt wurde, brachten diese durch Überkrümmung des Scheitels — in gleicher Weise, wie es unter ähnlichen Verhältnissen ein Marchantiaspross thun würde — wieder in die günstigste Stellung gegen das Licht und eine Umkehrung der Thallusseiten fand daher nicht statt.

Es wirkt also das Licht offenbar in zweierlei Weise auf die Prothallien ein; einmal in der Weise, dass es die Umkehrung der

Thallusseiten veranlassen kann, dann aber, dass es heliotropische Krümmungen bewirkt.

Viel leichter erfolgt die Umkehrung der Thallusseiten, wenn die Prothallien vertical stehen. Man erreicht dies durch künstliche Aufrichtung schief gewachsener; nur muss dies mit einiger Sorgfalt vorgenommen werden, um nicht zu viel Rhizoiden zu verletzen; man kann diese Stellung aber auch dadurch hervorbringen, dass man Culturen, an denen die Prothallien noch sehr klein sind, durch horizontal einfallendes Licht beleuchtet. Namentlich nach letzterer Methode gelingt dann die Umkehrung fast regelmässig, und kann selbst mehrere Male wiederholt werden.

D. Werden Sporen auf einer Nährstofflösung ausgesäet, so entwickeln sich sehr schöne Prothallien, die es selbst zur Entwicklung von jungen Pflänzchen bringen.

Ein Theil der Sporen sinkt allerdings unter, und die daraus entwickelten Prothallien sind immer schmächtig, vielfach verkrümmt und gedreht, und ich habe sie nicht weiter untersucht. Jene aber, die an der Oberfläche schwimmen, entwickeln sehr schöne Prothallien. Sie liegen der Oberfläche der Flüssigkeit an, richten sich aber mit ihrem Scheitel öfters etwas empor. Trägt man Sorge, die Culturen vor jeder Erschütterung sorgfältig zu bewahren, so beobachtet man, dass mindestens 90 Percent der Prothallien dem Lichte zuwachsen (die Culturen waren an einem Ostfenster gehalten). Die Rhizoiden bilden sich aus den Zellen der Seitenkanten und den Flächenzellen der Unterseite, an welcher später auch die Archegonien sich bilden. Die Erscheinungen waren durchaus dieselben an unter doppelwandigen Glasglocken gehaltenen Culturen, deren gefärbte Flüssigkeiten (*Kali bichromicum* und Kupferoxydammoniak) in solcher Concentration gewählt wurden, dass das Spectrum genau in zwei Hälften zerlegt wurde.

Werden nun dergestalt (in Glasgefässen) gemachte Aussaaten mittelst eines Spiegels von unten beleuchtet, so wachsen die Prothallien in die Flüssigkeit hinein, das heisst, krümmen sich mit ihrem hinteren schmäleren Theile dem Lichte zu. Ihr vorderer breiterer Theil, die eigentliche Fläche des Prothalliums, erscheint später aber horizontal, d. h. senkrecht zum einfallenden Lichtstrahle gestellt, und die Geschlechtsorgane (Archegonien) bilden sich an der Oberseite.

Nicht selten findet man Archegonien auch schon an den schmalen bandförmigen Theilen des Prothalliums, und zwar öfters auf beiden Seiten. Da diese Theile fast immer sehr starke Torsionen um ihre Längsachse zeigen, und somit der fortwachsende, Archegonien producirende Scheitel nicht immer die gleiche Fläche nach unten (d. i. gegen das Licht) kehrt, so ist dies Auftreten der Archegonien an beiden Seiten wohl verständlich. Öfters findet man aber Archegonien fast genau einander gegenüberliegend. Es ist wahrscheinlich, dass dies dann zu Stande kommen kann, wenn in Folge verticaler Stellung der Fläche beide Seiten gleich stark beleuchtet werden.

Die vertical nach abwärts wachsenden bandförmigen Prothalliumtheile produciren reichlich Rhizoiden. Sie bilden sich meist aus den Zellen der Seitenkanten, seltener aus Flächenzellen, und nehmen wie bei normal gezogenen Prothallien fast immer aus dem basiskopen Ende der Zelle ihren Ursprung, wachsen dann nach aufwärts und breiten sich an der Flüssigkeitsoberfläche aus.

Es zeigt dies, dass erstens der Ort ihrer Anlage in der Zelle nicht durch die Schwerkraft beeinflusst ist, und zweitens, dass ihre Wachsthumsrichtung durch ihren negativen Heliotropismus bestimmt wird.[1]

Ich hatte diese Aussaaten zuerst in tiefen Glasgefässen vorgenommen, und es bildeten die Prothallien in Folge zu dichter Aussaat an der Flüssigkeitsoberfläche eine durch die vielfach durch einander gewachsenen Rhizoiden fest zusammenhängende Schichte, so dass bei der späteren Herausnahme von Proben zum Zwecke der mikroskopischen Untersuchung die in der Cultur zurückbleibenden Prothallien vielfach in ihrer Lage verändert wurden, und daher keine reinen Resultate mehr ergeben konnten, um so weniger, als eine directe Beobachtung vor dem Herausnehmen wegen der Grösse des Gefässes und der dichten Lage der Prothallien nicht möglich war.

[1] Dass sie in diesen Culturen sich nicht über die Flüssigkeitsoberfläche frei in die Luft erheben, dürfte durch ihre Adhäsion an der Flüssigkeit zu erklären sein, da, wie wir später sehen werden, dort, wo an auf der Oberfläche schwimmenden Prothallien sich unter ähnlichen Beleuchtungsverhältnissen Rhizoiden entwickeln, diese sich in der That frei in die Luft erheben.

Ich änderte daher den Versuch in folgender Weise ab: Ein Tischchen, dessen Platte durch eine Glastafel gebildet war, wurde auf einem horizontal liegenden Spiegel ganz nahe an einem Nordfenster unverrückbar aufgestellt. Auf dasselbe wurden nun ziemlich flache, mit Nährstofflösung gefüllte Uhrschalen gestellt, in welche nur eine kleine Zahl von Sporen ausgesäet worden war. Über die Tischplatte wurde ein ziemlich fest anschliessender innen geschwärzter Blechkasten gesetzt. Damit die Nährstofflösung nicht zu rasch verdunstete, wurde die als Tischplatte fungirende Glastafel fortwährend befeuchtet, und merkte man endlich doch eine Abnahme der Flüssigkeit in den Uhrschälchen, so wurde durch vorsichtigen Zusatz von destillirtem Wasser das ursprüngliche Niveau wieder hergestellt. Die Culturen gediehen vortrefflich [1] und brachten es bis zur Bildung weit vorgeschrittener Embryonen, die dermalen schon das dem Cotyledo nachfolgende Blatt („zweites Blatt") angelegt haben. Es hatte diese Methode den grossen Vortheil, dass jedes einzelne Prothallium in seiner ursprünglichen Lage mittelst der Loupe genau beobachtet werden konnte und zwar ohne das Uhrgläschen auch nur zu berühren.

Die Resultate waren ganz dieselben wie in dem früheren Versuche. Auch hier aber zeigten sich viele derselben vielfach gedreht und verkrümmt, was ich dem Umstande zuschrieb, dass der Mangel einer Fixirung der Spore doch immer Lagenveränderungen ermöglichte, zu welchen durch das ungleiche Wachsthum (Rhizoidenbildung etc.) Anlass genug geboten war. Ich änderte nun den Versuch in der Weise ab, dass ich aus den Uhrgläschen, in denen sich erst ganz junge Prothallien entwickelt hatten, die Flüssigkeit entfernte, so dass die Rhizoiden dem Glase anklebten. Wenn man nun wieder vorsichtig die Uhrschälchen mit Nährstofflösung füllt, so bleiben die Sporen durch die noch immer fest klebenden Rhizoiden fixirt und die Prothalliumfläche entwickelt sich dann äusserst regelmässig.

---

[1] Bei allen Culturen empfiehlt es sich, das Aussaatmaterial früher zu reinigen, und namentlich die Sporangien früher zu entfernen, und nur die Sporen auszusäen. An jenen haften nämlich immer Pilzsporen, und die an Aussaaten so häufig auftretenden Schimmelrasen haben immer von jenen ihren Ausgangspunkt. Bei der Grösse der Ceratopterissporen ist auch ihre Isolirung keine zu mühevolle Aufgabe.

Die Culturen in mit Nährstofflösung gefüllten von unten beleuchteten Uhrgläschen eignen sich auch vortrefflich, um die Dorsiventralität der Prothallien umzukehren. Man kann zu dem Ende normal auf Erde gewachsene Prothallien einfach auf die Oberfläche der Nährstofflösung bringen, so dass die mit der Flüssigkeit in Berührung stehende Unterseite beleuchtet wird. Es ist gar nicht nothwendig, ganze Prothallien zu nehmen, sondern es genügt, die vorderen Theile dazu zu verwenden, nur ist es zweckmässig, dass an ihnen mindestens junge (noch nicht gebräunte) Rhizoiden vorhanden sind.

Die Resultate sind so ziemlich dieselben, wie mit den auf festem Substrate durch entsprechende Beleuchtung aufrecht erzogenen Prothallien. Häufig tritt auch hier eine heliotropische Krümmung nach abwärts ein, die die Scheitelfläche manchmal ganz vertical stellt und in diesem Falle unterbleibt an der Oberseite die Bildung von Archegonien. Hat die Krümmung aber keinen so hohen Grad erreicht, bleibt also die Oberseite auch ferner noch im Schatten, so producirt dieselbe Archegonien.

Da die Archegonien immer dicht hinter dem fortwachsenden Scheitel entstehen, so treten sie selbstverständlich an unter solche Verhältnisse gebrachten Prothallien nur dann auf, wenn das Scheitelwachsthum an ihnen auch weiter noch thätig ist. Die Rhizoiden aber bilden sich erst ziemlich weit hinter dem Scheitel, und man sieht sie bei derart verkehrt beleuchteten Prothallien aus Zellen hervorgehen, welche lange vor der Umkehrung an der beleuchteten Seite gebildet worden waren, was uns zeigt, dass auch die ausgewachsene Zelle noch in Bezug auf Rhizoidenbildung gegen das Licht empfindlich ist.

E. Ein mit Erde gefülltes Schälchen wurde der verticalstehenden, sehr langsam rotirenden Axe eines Rotationswerkes aufgesetzt, und durch einseitig und seitlich einfallendes Licht beleuchtet. Die aus den dort ausgesäeten Sporen erwachsenen Prothallien stellten, wie zu erwarten war, ihre Fläche vertical, den Scheitel zenithwärts. Auch war es wohl erklärlich, dass sie ihre Flächen in keiner bestimmten Richtung orientirt hatten, die in Bezug auf das Rotationscentrum theils tangental, theils radial standen, theils alle möglichen Mittellagen einnahmen, dies Alles

war, wie gesagt, bei dem Umstande, als das Licht seitlich einfiel und in Folge der Rotation die Beleuchtung am Prothallium fortwährend wechselte, vollkommen verständlich. Ich hatte nun erwartet, dass es an solchen Prothallien entweder überhaupt zu keiner Archegonbildung kommen würde, oder dass — was mir wahrscheinlicher war — die Archegone an beiden Seiten auftreten würden[1]. Das war aber nicht der Fall; es zeigte sich vielmehr an allen Prothallien immer nur eine Seite archegonetragend, während die Rhizoiden allerdings auch auf der anderen Seite, aber immer spärlicher als auf jener vorhanden waren. Diese als Ventralseite ausgebildete Seite zeigte aber die verschiedensten Lagen gegen das Rotationscentrum und selbst nahe bei einander stehende Prothallien zeigten sich diesbezüglich verschieden. Wahrscheinlich war auch in diesen Fällen denn doch eine ungleiche Beleuchtung beider Seiten die Ursache der Ausbildung der Dorsiventralität, da eine solche bei jeder noch so geringen Abweichung der Prothallien aus der Verticalebene Platz greifen muss, aber auch durch die Stellung benachbarter Prothallien etc. bedingt sein kann.

F. Ein mit Erde belegter und mit Sporen besäeter Thoncylinder wurde auf die Axe eines Klinostaten geschoben. Der Apparat war 1 Meter von einem Ostfenster entfernt aufgestellt. Die sich entwickelnden Prothallien hatten also einseitige Beleuchtung, es war aber eine Wirkung der Schwerkraft ausgeschlossen. Die Prothallien entwickelten sich vollkommen so, wie am horizontalen einseitig beleuchteten Substrat, und hatten die Flächen vorzüglich schief nach rückwärts (Zimmerseite) gerichtet. In Folge der stark geneigten Lage der Prothallien und der dichten Aussaat war auch hier die dem Substrate abgekehrte Seite überwiegend beleuchtet und diese war auch als Dorsalseite ausgebildet.

Die Culturen auf verticalen, rasch rotirenden (3 Rotationen per Secunde) Flächen $^1/_2$ Meter von einem Ostfenster entfernt, ergaben keine klaren Resultate. Die Prothallien hatten ihre Flächen

[1] Eine schon im vorigen Jahre von einem meiner Schüler gemachte Aussaat von Struthiopterissporen, wurde am Fensterbrette jeden Tag umgedreht. Viele Prothallien (die ebenfalls fast vertical standen) hatten auf beiden Seiten Archegone entwickelt.

senkrecht auf das Substrat, aber gegen das Rotationscentrum theils tangental, theils radial gestellt, und ganz nahe bei einander wachsende Prothallien hatten ihre Dorsalseite theils nach dem Centrum, theils nach der Peripherie gekehrt. Die nahe an der Peripherie gewachsenen Prothallien (50 Mill. Rotationsradius) hatten allerdings, doch nicht ausschliesslich ihre Ventralflächen nach der Peripherie gerichtet. An diesen nun, wie auch an den mit ihren Flächen mehr weniger genau radial gestellten waren die frei in die Luft ragenden Rhizoiden sehr häufig an der Spitze zu grossen Blasen aufgetrieben, was wohl auf Rechnung der Fliehkraft gebracht werden darf, die an diesen Prothallien gegenüber der Beschleunigung der Schwere nahe die doppelte Grösse erreichte.

2. Versuche mit Prothallien anderer Farne.

A. Ein etwa 2 Cm. Durchmesser haltender Hohlcylinder aus Thon,[1] dessen Wand von zahlreichen Löchern durchsetzt war, wurde an der Innenseite mit einer etwa 1 Mm. dicken Schichte thoniger Erde überzogen, und diese mit Sporen von *Struthiopteris germanica* besäet. Der Cylinder wurde nun vertical aufgehängt, durch einen Spiegel von unten beleuchtet und sein oberes Ende mit einem Propfe aus Torfmoos verschlossen. Die zeitweise Befeuchtung wurde durch den Moospfropfen aber auch durch die in der Cylinderwand befindlichen Öffnungen vorgenommen. Es entwickelten sich sehr schöne Prothallien, die sämmtlich ihre Fläche horizontal entwickelt hatten. Ausnahmslos war die nach unten gekehrte beleuchtete Seite als aller Anhangsorgane entbehrende Dorsalseite ausgebildet; Rhizoiden wie Archegone waren nur an der beschatteten zenithwärts gekehrten Seite vorhanden. Leider

[1] Es empfiehlt sich, den Thoncylinder früher in zwei Längshälften auseinanderzuschneiden, die nur durch eine Klammer verbunden werden. Man kann so die einzelnen Prothallien, auch die tiefer im Cylinderraum befindlichen, viel leichter genau besehen und eventuell ohne Berührung und Beschädigung der benachbarten herausnehmen. Nebst den Culturen auf Nährstofflösung, die von unten beleuchtet werden, ist dieser Versuch wohl der eleganteste, um zu zeigen, dass nicht die Schwerkraft, sondern das Licht die Ausbildung der Dorsiventralität der Prothallien veranlasst.

entwickelten diese Prothallien keine Embryonen und gingen später zu Grunde.

B. Wenn man Prothallien von *Osmunda* auf Nährstofflösung legt, und von unten beleuchtet (vergl. 1 *d*), so tritt in dem Falle als die Dorsalseite dem Lichte zugekehrt ist, eine Veränderung an den Prothallien nicht ein; die nach oben gekehrte Ventralseite bleibt, weil Schattenseite, als solche erhalten und fährt in der Production von Rhizoiden und Archegonien fort. Legt man die Prothallien aber [1] in normaler Lage auf die Flüssigkeitsoberfläche, also mit der Ventralseite nach abwärts, so gelingt hier die Umkehrung nicht minder leicht, als bei Ceratopteris. Es bildet sich unter günstigen Verhältnissen schon nach wenigen Tagen die so charakteristische wulstartig vorspringende Mittelrippe, die dicht mit über die Oberfläche sich erhebenden Rhizoiden besetzt, beiderseits eine Reihe von Archegonien producirt.

Auch bei *Osmunda* zeigt sich die Ventralseite positiv heliotropisch, und fast jedesmal tritt bei den eben erwähnten Experimenten eine starke Einkrümmung der dem Wasser anliegenden und beleuchteten Ventralseite ein. Von der Stärke dieser Abwärtskrümmung und der Raschheit des Scheitelwachsthumes hängt es nun ab, ob die geänderte Beleuchtung an den neu hinzugewachsenen Theilen eine Umkehrung der Thallusseiten zu bewirken vermag oder nicht. Ist nämlich diese Umkehrung an dem neu hinzugewachsenen Stücke früher erfolgt als die Vorderfläche des Prothalliums in die verticale Stellung gelangt ist, wurde der Oberseite also früher der Charakter der Ventralseite inducirt, als sie wieder zur beleuchteten wird, so hört an diesem neu hinzugewachsenen Stücke auch die heliotropische Krümmung auf, und das Prothallium wächst in horizontaler Richtung weiter.

Der Mangel eines solchen günstigen Verhältnisses zwischen der Stärke der heliotropischen Abwärtskrümmung und der Intensität des Scheitelwachsthumes ist wohl auch der Grund, warum es mir nicht gelingen wollte, auch auf festem Substrate eine Umkehrung der Seiten zu bewirken. Auf einer mit weiten Löchern versehenen Holzscheibe wurde eine Erdschichte aufgetragen. In diese wurden im Umkreise der Löcher auf Erde gewachsene

[1] Es genügt auch hier, die vorderen Hälften zu nehmen.

Prothallien, die noch lebhaftes Scheitelwachsthum zeigten, so eingesetzt, dass ihre Vorderenden frei über den Rand hinausragten. Diese Scheibe wurde nun in ein Glasgefäss gelegt, in welchem eine niedere Wasserschicht vorhanden war, so dass die Erde durch Saugung fortwährend feucht erhalten wurde. Dem Lichte wurde durch einen Spiegel nur von unten der Zutritt gestattet. Alle Prothallien zeigten sehr starke Einkrümmung der beleuchteten Ventralseite, so dass die Scheitel häufig ganz nach rückwärts sahen und somit wieder ihre frühere Oberseite dem Lichte zuwendeten. Hier war offenbar das Scheitelwachsthum ein zu langsames und die Wirkung der veränderten Beleuchtung konnte nicht mehr zur Geltung kommen.

Alle diese bis jetzt mitgetheilten Experimente zeigen, wie ich glaube, auf das Entschiedendste, dass

1. die Dorsiventralität der Prothallien eine Lichtwirkung ist und durch die Schwerkraft gar nicht bestimmt wird, dass

2. bei veränderter Beleuchtung eine Umkehrung der Thallusseiten erfolgt, die Dorsiventralität den Prothallien daher nicht inhärent ist, und dass

3. Archegonien und Rhizoiden sich immer an der Schattenseite entwickeln, welche letzteren sich also gegen das Licht wie die Archegonien verhalten.

Ich habe bei allen diesen Versuchen der Antheridien nicht Erwähnung gethan. Ich habe diess desshalb unterlassen, weil ihre Stellung am Prothallium überhaupt eine sehr schwankende ist. Anderseits kommen sie bei Ceratopteris bekanntlich vorzüglich an den beiden Seitenkanten vor, viel seltener an der Ventralseite, und sind überhaupt an älteren Prothallien seltener vorhanden. Bei *Osmunda* stehen sie allerdings meist auf der Ventralfläche, aber schmale Prothallien tragen sie häufig nur an den Seitenrändern und auch bei dieser Pflanze erhielt ich an den in Cultur genommenen Prothallien fast nur Archegonien. Ich habe später auf dieselben überhaupt nicht mehr geachtet, glaube aber, dass die flächenständigen in gleicher Weise wie die Arche-

gonien und Rhizoiden ebenfalls nur an der Schattenseite sich bilden.

Eine zweite, noch zu beantwortende Frage wäre die, ob Berührung mit einem Substrate auf die Productien der Organe von Einfluss ist? Dass Berührung mit Wasser diesbezüglich vollkommen wirkungslos ist, geht schon aus den oben mitgetheilten Versuchen hervor. Ebenso ist in Bezug auf die Production von Archegonien die Berührung mit einem festen Körper vollkommen unwirksam, während eine solche allerdings Production von Rhizoiden auch auf der beleuchteten Seite zu veranlassen scheint, ohne sie übrigens auf der beschatteten aufzuheben. Ich habe auf diesen Punkt leider zu wenig Aufmerksamkeit gerichtet, um einen ganz bestimmten Ausspruch machen zu können.

II. Der Embryo von Ceratopteris thalictroides.

Ich habe in einer früheren Abhandlung[1] den Nachweis zu führen versucht, dass der Embryo der Farne bis zum Stadium der Octantenbildung als ein Thallom aufzufassen ist, an dem sich nach Erreichung dieser Entwicklungsstufe die Organanlage vollziehe. Bis dahin gleiche er dem Embryo der Lebermoose. So wie aber dort in diesem Stadium die Differenzirung in Fuss- und Kapseltheil schon vollzogen sei (Jungermanniaceen und Anthoceroten), so wäre auch am Farnembryo wurzel- und stammbildende (hypo- und epibasale) Hälfte schon differenzirt, welche Differenzirung also als eine von den Lebermoosen ererbte Eigenschaft zu betrachten sei. Die Ausbildung der hypobasalen Hälfte, wie sie der wurzellose Embryo von Salvinia zeigt, entspreche vollkommen der Ausbildung des Fusses bei Jungermanniaceen und Anthoceroten, und wo, wie bei den übrigen Farnen aus dieser Hälfte auch die Wurzel hervorgeht, da könne diese als selbstständige Differenzirung innerhalb dieser Hälfte angesehen werden (p. 217). Ich stellte mir im Anschlusse an Prantl ferner vor, dass Hand in Hand mit dieser Differenzirung in der hypo-

---

[1] Zur Embryologie der Farne. Sitzber. der Wiener Akademie, Bd. LXXVII.

basalen Hälfte, auch in der epibasalen eine solche Platz gegriffen habe, die zur Bildung des Cotyledo und eines später den Stammscheitel anlegenden Theiles geführt habe. Der Cotyledo würde dann einem Stücke der Lebermooskapsel (oder der ganzen Kapsel von Symphyogyna)[1] entsprechen; der Stammscheitel wäre eine selbstständige Bildung aus dem nicht in die Kapselbildung einbezogenen Stücke der epibasalen Hälfte; und es könnte daher ebenso wenig der Cotyledo als eine Seitensprossung des Stammscheitels betrachtet werden, als auch dieser nicht als secundäre Bildung an jenem aufgefasst werden dürfte.

Ich glaube ferner nachgewiesen zu haben, dass in der epibasalen Embryohälfte unmittelbar nach Bildung der 4 Octanten aus diesen noch eine an die Basalwand angrenzende Scheibe, das „epibasale Glied" (Vouk) abgeschnitten werde, welches nach Anlage und Entwicklung dem Stiele des Lebermoossporogones entspreche, und bei manchen Farren auch scharf hervortrete, da es bei Salvinia das „Stielchen" bilde, aber auch bei Marsilia noch lange erkannt werden kann, während es allerdings bei den übrigen Farren weniger deutlich sei.

Mit diesen Vorstellungen stehen die meisten der in letzter Zeit angestellten embryologischen Untersuchungen nicht im Widerspruche. Vouk, Kienitz-Gerloff und Andere haben gezeigt, dass die Sonderung des Embryo in hypo- und epibasale Hälfte, der Zerfall jeder derselben in 4 Octanten und die Abscheidung des epibasalen Gliedes[2] allerorts zu beobachten sei, dass ferner das erste Blatt (der Cotyledo) immer aus zwei Octanten sich bildete, dasselbe also nie mit einer Scheitelzelle wachse, und dass der Stammscheitel aus einer vom anderen Octantenpaar abstammenden Zelle hervorgehe.

Dass diese Verhältnisse auch bei Salvinia und Marsilia stattfinden, habe ich in jener Abhandlung gezeigt, und es konnte bei diesen Pflanzen die Entstehung der Stammscheitelzelle aus einem der Octanten Schritt für Schritt verfolgt werden.

---

[1] Man vergleiche meine „Untersuchungen über die Lebermoose". Heft III, p. 27 et seqq.

[2] Das hypobasale ist nie so deutlich hervortretend, wird öfters (Salvinia, Marsilia, Ceratopteris) gar nicht angelegt, was wieder mit Ausbildung des Fusses bei den Jungermanniaceen und Anthoceroteen übereinstimmt.

Diesen Beobachtungen stehen meines Wissens nur die von Kny an *Ceratopteris thalictroides* gemachten, ziemlich unvermittelt entgegen, und es war schon beim Niederschreiben jener Abhandlung mein sehnlichster Wunsch, auch diesen Farn in Bezug auf die Embryoentwicklung studiren zu können.

Die nachfolgenden Zeilen werden zeigen, dass Ceratopteris sich den übrigen Farnen durchaus gleich verhält, ja in den ersten Stadien der Embryoentwicklung und bis zur Bildung des Stammscheitels mit Marsilia eine geradezu überraschende Ähnlichkeit zeigt.

Der wesentlichste Unterschied, den Ceratopteris nach der Darstellung Kny's auszeichnet, würde darin bestehen, dass erstens: die Bildung von Octanten ganz unterbleibt und schon nach erfolgter Quadrantenbildung die Anlage der Organe und zwar vorerst des ersten Wedels (ich werde ihn in Zukunft immer als Cotyledo bezeichnen) und der Wurzel erfolgt, dass also die beiden Quadranten der epibasalen Hälfte ganz zum Aufbaue des Cotyledo verwendet werden, während die Stammknospe erst verhältnissmässig spät seitlich an ihm hervortritt, also als Neubildung am Cotyledo aufgefasst werden müsste. Ein wichtiger Unterschied, der sich als nothwendige Consequenz der Kny'schen Auffassung ergeben würde, wäre weiters der, dass Wurzel- und Fussanlage nicht in einer senkrecht auf der Prothalliumfläche gelegten Ebene, also über einander, sondern neben einander angelegt würden.

Es ist allerdings richtig, dass nach Auftreten der Basalwand und der damit eingeleiteten Differenzirung der epi- und hypobasalen Hälfte in den meisten Fällen nun die Medianwand[1] auftritt, wodurch der Embryo in 4 in der Ebene des Prothalliums neben einander liegende Quadranten zerfällt. Unmittelbar nach dem Auftreten dieser erfolgt aber weiter sogleich die Bildung der Transversalwand und somit die Differenzirung in Octanten.

Bei den Polypodiaceen tritt nun allerdings meistens die Transversalwand vor der Medianwand auf, aber Vouk zeigte für *Asplenium Shepherdi*, dass hier die Sache sich meistens so

[1] In Bezug auf diese Bezeichnungen vergleiche man meine oben citirte und Vouk's Abhandlung.

wie bei Ceratopteris verhält, anderseits fand ich auch bei dieser Pflanze Embryonen, wo die zweite Theilungswand in der epibasalen Embryohälfte allerdings als Medianwand erschien, während sie in der hypobasalen als Transversalwand auftrat, in jener die so entstandenen Quadranten also neben einander, in dieser über einander gelagert erschienen.

Ich glaube, dass dies deutlich genug dafür spricht, dass die die beiden embryonalen Hälften spaltenden Wände, welche die Bildung von Quadranten bewirken („Quadrantenwände" der Autoren) eine morphologische Bedeutung nicht besitzen, und die Quadrantenbildung mit der Anlage der Organe nicht in Beziehung gebracht werden kann.

Die Eizelle ist kurz nach der Befruchtung ziemlich genau kugelig, öfters aber in der Richtung der Prothalliumlängsachse etwas gestreckt. Auch bis zur Octantenbildung findet man noch beide Formen, und ich weiss nicht, von welchen Bedingungen dies abhängig ist, bemerke aber, dass diese wechselnde Form nur durch die langsamere oder raschere Entwicklung der Cotyledonaroctanten bedingt ist, während die übrigen Theile des Embryo in beiden Fällen ziemlich gleiche Ausbildung zeigen.

Das durch die Basalwand abgeschnittene hintere Stück der Embryokugel (hypobasale Hälfte) ist vom Anfange an etwas kleiner als das vordere, eine Thatsache, die auch bei anderen Farnen beobachtet wird, und die ich wieder phylogenetisch deuten möchte, da ja auch am Jungermanniaceenembryo etwas Ähnliches der Fall ist. Die Basalwand setzt in der Regel sehr nahe am Archegonhalse an, liegt aber kaum jemals in der Verlängerung dieses, sondern ist immer so geneigt, dass ihr dem Archegonhalse zugekehrter Rand dem Scheitel des Prothalliums (und des Cotyledo) näher ist, eine Neigung, die ganz mit den Angaben von Pringsheim für Salvinia, Haustein für Marsilia, Kienitz-Gerloff und Vouk für Polypodiaceen übereinstimmt. Gerade diese so gleichsinnige Neigung der ersten Wand, trotz der verschiedenen Lagen, welche die Archegone zeigen, spricht wieder gegen die Beeinflussung ihrer Orientirung durch die Schwerkraft; und ich möchte den Grund viel lieber darin suchen, dass die beiden diagonal liegenden Organe: Cotyledo und Fuss, den beiden anderen: Stamm und Wurzel anfangs im Wachs-

thume voraussellen. Dieses raschere Wachsthum wirkt auf die Basalwand offenbar in gleicher Weise, wie ein auf die diagonal liegenden Scheitel jener beiden Organe in entgegengesetzter Richtung einwirkender Zug, und es spricht für diese Erklärung vielleicht auch der Umstand, dass, so weit meine Erfahrungen reichen, die stärkere Neigung der Wand fast immer auch mit einer stärkeren Längsstreckung des wenigzelligen Embryo zusammenfällt. Doch ich lege auf diesen Versuch der Erklärung kein Gewicht; — vielleicht sind es andere im Wachsthume des Prothalliums, resp. der Bauchhülle gelegene Gründe; nur so viel glaube ich nach obigen Auseinandersetzungen behaupten zu dürfen, dass keine der dermal bekannten Thatsachen die Annahme, die Lage der ersten Wand werde durch die Schwerkraft bestimmt, zu beweisen vermögen.

Nach Bildung der Octanten erfolgt in der epibasalen Hälfte die Abscheidung des epibasalen Gliedes (Wand *e* in den Figuren), welches später, ganz so wie bei Salvinia sich sehr stark streckt, und dort das „Stielchen", hier das hypocotyle Glied (Fig. 11—13) bildet. Das blattbildende Octantenpaar wächst nun in der von Kny geschilderten Weise zum Cotyledo aus (Fig. 2 und 3). In dem anderen Octantenpaare der epibasalen Hälfte erfolgt nun genau so, wie es von Haustein für Marsilia, von Vouk für Asplenium angegeben wurde, die Bildung einer der früheren Theilung entgegengesetzt geneigten Wand (*w*), womit, wie dort, die gleichartige Entwicklung beider Octanten aufhört. Bei Marsilia bildet nun einer der Octanten das zweite Blatt, der andere fungirt als Stammscheitelzelle; bei Ceratopteris aber bleibt jener Octant steril,[1] während dieser sogleich ein blattbildendes Segment (*bl* in Fig. 7) bildet, das in seiner Lage am Embryo auch von Kny beobachtet und auf Taf. IV, Fig. 7 und 8, ganz richtig abgebildet wurde.

Ich übergehe die übrigen Details der Zelltheilungsfolge in den einzelnen Organen und will nur noch erwähnen, dass die beiden an der Basis des Cotyledo schon vor Anlage des zweiten Blattes sichtbar werdenden, von Kny als Stipularschuppen bezeichneten Gebilde nicht aus den beiden den Cotyledo bildenden

---

[1] Wie bei Salvinia.

Octanten hervorgehen, sondern den stammbildenden angehören und ich habe den Ort ihrer Anlage in Fig. 7 angedeutet.

Die Bildung der Wurzelanlage und des Fusses wird aus der Vergleichung der Figuren leicht verständlich und hat weiter nichts Bemerkenswerthes, was nicht schon von Kny mitgetheilt worden wäre.

Ich möchte jedoch diesen Gegenstand nicht verlassen, ohne nochmals auf die ganz wunderbare Übereinstimmung aufmerksam zu machen, welche bezüglich der Entwicklung der Embryonen von Ceratopteris und Marsilia bis zu dem Zeitpunkte besteht, wo in dem einen Octanten die Anlage des Stammscheitels erfolgt. Ich möchte diesbezüglich namentlich hinweisen auf die Übereinstimmung meiner Fig. 2 mit der Hanstein'schen Fig. 21 auf Taf. XI, ferner meiner Fig. 3 *a* und 3 *b* mit den Fig. 2 *a* und 2 *b* auf Taf. XII; Übereinstimmungen, welche grösser sind, als man es zwischen zwei systematisch so entfernt stehenden Pflanzen je erwarten konnte.

Ist es nun für Ceratopteris festgestellt, dass auch hier, sowie bei den Rhizocarpeen der Stammscheitel unabhängig vom Cotyledo, also selbstständig am Embryo angelegt wird, so ist man wohl berechtigt, dies für alle übrigen Polypodiaceen und wohl für alle Farne vorauszusetzen, und die Annahme der sogenannten Blattbürtigkeit des Stammscheitels erscheint wenigstens für die Polypodiaceen damit wohl beseitigt.

III. Wird der Ort der Organanlage am Embryo durch äussere Kräfte bestimmt?

Die veränderliche Lage der Basalwand (ersten Theilungswand) gegen die Archegonaxe, die Angaben Hofmeister's bezüglich einiger Embryonen, die ihre Organe in anderer Weise orientirt hatten, als dies normal vorkommt und die Thatsache, dass die Anlage der ersten Organe am Embryo der Equisetaceen in Bezug auf ihre Orientirung zum Prothallium eine andere ist, als bei den Filicinen, und dass dieser abweichenden Orientirung auch eine andere Stellung der Archegonien am Prothallium entspricht; alle diese Beobachtungen hatten die Vermuthung wenigstens nicht unberechenbar erscheinen lassen, es könnten äussere Einflüsse —

vielleicht die Schwerkraft — auf die Lage der ersten Theilungswände im Embryo vom Einflusse sein.

Ich habe aber schon seinerzeit[1] die Schwierigkeit hervorgehoben, die Lage des Prothalliums gegen den Horizont und namentlich — worauf es ja vor Allem ankommt — die Lage des Archegones (der Archegonaxe) insoweit genau abzuschätzen, um dann die Lage der ersten Theilungswände und primären Organe gegen die Horizontale mit einiger Verlässlichkeit bestimmen zu können.

Aus der Thatsache, dass bei den Prothallien der Polypodiaceen die primäre Wurzelanlage immer an der erdwärts gekehrten Seite des Embryo gelegen ist, durfte aber noch nicht gefolgert werden, dass diese Lage durch die Schwerkraft bestimmt werde, denn in allen genau beobachteten Fällen waren die Archegone ja ebenfalls an der erdwärts gekehrten Seite vorhanden, die primäre Wurzel daher dem Archegonhalse zugekehrt, und es war die frühere Annahme, dass die Lage der Organe des Embryo durch seine Lage im Archegon bestimmt wurde, zum Mindesten ebenso gerechtfertigt.

Ja, manche Erwägungen sprachen sogar dafür, dass das Letztere der Fall sei. An allen Culturen und an den Wänden der Gewächshäuser findet man häufig genug Prothallien, deren Fläche nicht horizontal, sondern mehr weniger vertical steht, und deren Wachsthumsaxe dabei mit der Verticalen alle möglichen Winkel bildet. Würde nun die Wurzel am tiefsten Punkte des Embryo angelegt, so müssten nothwendiger Weise denn doch öfters schon Prothallien beobachtet worden sein, wo die Längsachse des Embryo von der Längsachse des Prothalliums um einen grösseren oder kleineren Winkel divergirt hätte. Aber meines Wissens stimmen alle neueren Beobachter darin überein, dass diese beiden Richtungen ziemlich genau übereinstimmen.

Viel wahrscheinlicher schiene jene Annahme des Einflusses der Schwerkraft, wenn es Farne gäbe, an deren Prothallien die Archegone rückenständig wären und wenn wir auch bei diesen die Wurzelanlage erdwärts gerichtet fänden, die dann also an der dem Halse abgekehrten Seite des Archegons angelegt werden müsste. Der einzige Farn, der die Archegone in der That an der Rückenseite des Prothalliums ausbildet, ist Salvinia, die aber

[1] Zur Embryologie der Farne. l. c.

bekanntlich wurzellos ist, und somit hier zur Vergleichung nicht in Betracht kommt.

In letzter Zeit will nun Sadebeck[1] durch Beobachtung der Veränderlichkeit der Winkel, welche die Prothalliumfläche bei verschiedenen Arten und Individuen mit der Horizontale bildet, in der That zu dem Resultate gekommen sein, dass sich in jedem Falle der terrestrisch unterste Quadrant zum Wurzelquadranten ausbildet, und dass „wir es mit feststehenden Gesetzen zu thun haben, denen zufolge sowohl bei der ersten Theilung der Eizelle in zwei Hälften, als auch bei der darauf folgenden Vertheilung der Quadranten der positiv geotrope Charakter der Wurzel sich geltend macht.“

Dass dies nicht unbedingt richtig sein könne, hatten aber schon meine Versuche mit Marsilia gezeigt. Sie hatten dargethan, dass der wurzelbildende Octant unter allen Umständen der dem Archegonhalse zugekehrten Embryohälfte angehört, während er nach jenen Gesetzen bei vertical aufgerichteten Makrosporen und zenithwärts gekehrten Archegonien in der nun unteren, dem Archegonhalse abgewendeten Hälfte hätte gelegen sein müssen. Wohl aber zeigte sich eine Wirkung der Schwerkraft insoweit, als an Makrosporen, deren Längsachse horizontal lag, die Wurzel unter allen Umständen aus der erdwärts gekehrten Hälfte sich entwickelte.

Bezüglich der Lage der Halbirungswand ergab sich bei jenen Versuchen Folgendes: Da dieselbe an vertical gestellten Makrosporen ebenso wie an horizontal gestellten bezüglich ihrer Lage im Archegon keine Veränderung zeigte, also in beiden Fällen und überhaupt bei allen Neigungen der Längsachse der Makrospore (und des Archegons) immer, wie es schon Hanstein angegeben, „unter dem Archegonhalse beginnend, fast nach der Mitte der Basis der Keimzelle zugeht“, also mehr weniger genau in der Verlängerung des Halscanales liegt, so kann diese ihre Lage im Archegon nicht von äusseren Einflüssen abhängig sein. (Die beiden Hälften des Embryo [hypobasale und epibasale] liegen also unter allen Umständen quer zur Archegonaxe). Die

---

[1] Entwicklung des Keimes der Schachtelhalme in Pringsheim's Jahrbüchern, Bd. XI, p. 596.

selbe Lage hat aber die Halbirungswand (mehr weniger genau) auch bei allen Polypodiaceen, sie scheint dort aber insoweit noch genauer fixirt, als sie auch zur Wachsthumsaxe des Prothalliums quer gerichtet ist, daher die beiden durch sie gebildeten embryonalen Hälften immer so liegen, dass die hypobasale (wurzelbildende) nach dem Grunde des Prothalliums, die epibasale nach dessen Scheitel gekehrt ist. Steht also das Prothallium mit seiner Längsachse vertical, so liegen die beiden Hälften über einander, bei horizontaler Prothalliumlage aber neben einander. Am Prothallium von Marsilia tritt nun in Folge der mangelnden Flächenentwicklung[1] der Gegensatz zwischen Scheitel und Basis allerdings nicht hervor, war aber an dem Vorfahren mit entwickelten Prothallien, wie wohl kaum zu bezweifeln, vorhanden. Wenn also auch nicht mehr erkennbar, könnte dieser Gegensatz immerhin noch (wie bei unseren Polypodiaceen) in einer bestimmten Lage der ersten Theilungswand erhalten geblieben sein, es müssten dann aber an Makrosporen, deren Längsachse horizontal liegt, die beiden embryonalen Hälften ebenso häufig neben, als über einander stehend gefunden werden. Dies ist nun nicht der Fall. Bei horizontaler Lage der Makrosporen- (und Archegon-) Axe liegt auch die Halbirungswand horizontal und die beiden Embryohälften befinden sich dann also ausnahmslos über einander.

Stimmen nun bezüglich dieser Thatsachen die Polypodiaceen mit Marsilia überein oder nicht? Ist also unter allen Umständen der wurzelbildende Octant nach dem Archegonhalse hin gelegen, oder nimmt er, wie Sadebeck meint, welche Lage das Archegon auch haben mag, immer die tiefste Stelle am Embryo ein? Oder macht sich eine Wirkung der Schwerkraft wenigstens insoweit geltend, dass der dem Archegonhalse anliegende und wurzelbildende Octant zum Mindesten immer erdwärts gekehrt erscheint, wie es bei Marsilia der Fall ist.

Um es gleich auszusprechen: Die Anlage der Organe am Embryo der Polypodiaceen ist nur durch seine Lage im Prothallium und Archegone bestimmt, und von der Schwerkraft durchaus unabhängig.

[1] Vergl. meine oben citirte Abhandlung. p. 3.

Nehmen wir vorerst an, die Verhältnisse wären so wie bei Marsilia. Dann müssten, wie ich schon oben erwähnte, bei dem Umstande, als fast in jeder Cultur Prothallien gefunden werden, welche bei annähernd horizontaler Wachsthumsrichtung ihre Fläche schief gestellt haben, denn doch öfters Embryonen beobachtet worden sein, die ihre Längsachse schief zur Wachsthumsaxe des Prothalliums gestellt gehabt hätten, während ja alle Beobachter darin übereinstimmen, dass die beiden embryonalen Hälften (Stamm- und Wurzelhälfte) ausnahmslos in der Wachsthumsrichtung des Prothalliums liegen. Bei Ceratopteris, wo ich diesbezüglich viele Beobachtungen und Versuche angestellt habe, ist die Wachsthumsrichtung auch älterer Embryonen mit schon aus der Bauchhülle herausgetretenem Cotyledo noch vollkommen dieselbe; der Cotyledo tritt ausnahmslos an der Einbuchtung des Vorderrandes über das Prothallium hervor, und die Längsachse des Embryo ist an Prothallien, deren Fläche vertical steht, deren Wachsthumsaxe aber horizontal liegt, ebenfalls horizontal gelegen.

Bei Ceratopteris ist es mir durch das früher beschriebene Culturverfahren in mit Nährstofflösung gefüllten und nur von unten beleuchteten Uhrschalen gelungen, zahlreiche Prothallien zu erziehen, die es nicht allein zur Archegonbildung brachten, (die also an der zenithwärts stehenden Fläche entwickelt waren), sondern in denen auch Embryonen sich entwickelten. Ich habe viele solcher Embryonen in allen Stadien der Entwicklung bis zur Bildung des zweiten Blattes untersucht, und nicht ein einziges Mal eine Abweichung bezüglich der Lage der Organe gefunden. Wurzel und Cotyledo waren immer an der Seite des Archegonhalses angelegt, also zenithwärts gelegen, und es gelang mir absolut nicht, irgend welche Unterschiede, auch nicht bezüglich der weiteren Entwicklungsstadien der Embryonen herauszufinden. Allerdings fand ich einige Male Embryonen, die in dem etwa der Fig. 3 entsprechenden Entwicklungsstadium fast kugelig waren. Wie die Fig. 10 zeigt, ist hier aber die Organanlage genau dieselbe und der Embryo ist nur dadurch unterschieden, dass der Cotyledo in der Entwicklung zurückgeblieben. Ein andermal war aber die Wurzel in der Entwicklung etwas vorangeeilt, ein drittes Mal bei normaler Entwicklung der Wurzel und des Cotyledo nur

das hypocotyle (epibasale) Glied im Längenwachsthume etwas voraus. Aber alle diese Unregelmässigkeiten, die ja überhaupt auf keine Gesetzmässigkeit hinweisen, findet man auch bei unter normalen Verhältnissen gezogenen Embryonen.

Ich habe schon oben erwähnt, dass diese an der Oberseite der Prothallien gezogenen Embryonen bis zur Anlage des Stammscheitels und zweiten Blattes vorgeschritten waren, und wenigstens bis zu diesem Stadium sich vollkommen normal verhielten. Leider gingen mir die Culturen durch Auftreten eines sich massenhaft entwickelnden Pilzes zu Grunde.

Auch an jenen, pag. 205, sub *b* beschriebenen Culturen, welche, nachdem die Prothallien bis zur Production zahlreicher Archegonien vorgeschritten waren, verkehrt aufgehängt und mittelst eines Spiegels von unten beleuchtet worden waren, wurden zahlreiche Pflänzchen angelegt. Für die ersten, die endlich so weit entwickelt waren, dass sie mit der Lupe erkannt werden konnten, war es allerdings nicht vollkommen sicher, ob die Befruchtung und somit die Bildung des Embryo nicht schon vor der Umkehrung stattgefunden hatte, wohl aber konnte für jene Pflänzchen (durch Vergleichung ihrer Grösse mit der zur Erreichung derselben erfahrungsgemäss nothwendigen Zeit), welche erst viel später sichtbar wurden, eine erst nach der Umkehrung erfolgte Anlage mit aller Sicherheit angenommen werden. Auch bei diesen war Anlage der Organe und Entwicklung vollkommen normal. Die pflänzchentragenden Prothallien stellten sich später vollkommen vertical nach abwärts,[1] und genau in gleicher Weise waren auch die Embryonen gestellt. Das häufig etwas stärker gestreckte hypocotyle Glied zeigte nie eine geotropische Aufwärtskrümmung, war genau vertical nach unten gerichtet und schien somit in seiner Wachsthumsrichtung ebenfalls nur durch das Licht beeinflusst.

Für den Cotyledo gibt Kny an, dass denselben ein ungetheiltes Gefässbündel bis über seine Mitte durchziehe. So fand es auch ich in den meisten Fällen; öfters jedoch findet man das Bündel gabelig gespalten (wie es normal am zweiten Blatte vor-

---

[1] Wohl nur in Folge des Absterbens des Prothalliumgrundes durch das Gewicht der Pflänzchen passiv nach abwärts gezogen.

kommt) oder wenigstens eine Gabelung angedeutet. Bei den nach abwärts gewachsenen Keimpflänzchen war nun diese Gabelung fast ausnahmslos vorhanden, und einmal fand ich selbst die Wurzel gegabelt (Fig. 13).

Die ersten Wurzeln dieser vertical nach abwärts gerichteten Pflänzchen gingen auch später nicht zu Grunde, sondern wuchsen, der Oberfläche des Substrates angeschmiegt und mit diesen durch zahlreiche Wurzelhaare verbunden, normal weiter, und es ist wohl wahrscheinlich, dass hier, wie in den von Sachs studirten Fällen, der Geotropismus durch die Wirkung der feuchten Oberfläche überwunden wird.

Die bis jetzt mitgetheilten Beobachtungen zeigen, wie ich glaube, unwiderleglich, dass eine Beeinflussung der Organanlage am Embryo durch die Schwerkraft nicht stattfindet. Auch Sporenaussaaten, welche bei langsamer Rotation um eine horizontale Axe und in gleicher Weise bei rascher Rotation gezogen wurden und die es bis zur Embryobildung gebracht hatten (pag. 210), ergaben keine anderen Resultate; in allen Fällen war die Lage der Organe gegen einander und in Bezug auf das Prothallium (und Archegon) durchaus normal.

Erklärung der Tafel.

In allen Figuren sind die sich entsprechenden Wände (resp. Wandcomplexe) mit gleichen Buchstaben bezeichnet; und es bedeutet

b) Die Basilar- oder Halbirungswand.

m) Die Medianwand (die Theilungswand, die in der Längsachse des Prothalliums und senkrecht auf dessen Fläche gestellt ist); bei Ceratopteris meist als zweite Theilungswand (Quadrantenwand) erscheinend.

t) Die Transversalwand (die den Embryo parallel der Fläche des Prothalliums durchsetzende Wand), die bei den meisten Faren als Quadrantenwand erscheint.

e) Die in der epibasalen Hälfte das epibasale Glied *(ep)* bildende Wand.

Figur 1 (350). Ein im Archegon eingeschlossener Embryo von der Seite und im Durchschnitt gesehen. Der Scheitel des Prothalliums liegt hier, wie in den folgenden Figuren, nach links. In dieser, wie in den Figuren 2, 3, 5 war das Archegon normal, d. h. an der Prothallium-Unterseite erzogen worden.

Figur 2 (350). Ein etwas älterer, frei präparirter Embryo.
2 *a)* Ansicht, wie Figur 1.
2 *b)* Ansicht der dem Archegonhalse zugekehrten Seite.
2 *c)* Ansicht der dem Prothallium zugekehrten Seite.

Figur 3 (350). Noch älterer Embryo.
3 *a)* entspricht der Fig. 1 und 2 *a*.
3 *b)* entspricht der Figur 2 *c*.

Figur 4 (350). Achtzelliger Embryo in Ansicht wie Figur 1. (Archegon an der Oberseite des Prothalliums erzogen.)

Figur 5 (350). Älterer Embryo; Ansicht, wie Figur 1. Entwicklungsstadium, wie Figur 3, durch deren Vergleichung auch die sich entsprechenden Wände leicht herausgefunden werden.

Figur 6 (350). Ansicht, wie Fig. 1 und 5. Das Archegon war an der zenithwärts gekehrten Seite des Prothalliums erzogen worden.

Figur 7 (350). Anlange des Stammscheitels *(r)*, des „zweiten Blattes" *(bl)* und der Stipularschuppen *(st)*. Man vergleiche 3 *b*, wo bei gleicher Lage des Embryo, die sich entsprechenden Wände auch gleich bezeichnet sind.

Figur 8 (120). Älterer Embryo, auf der Prothallium-Oberseite gewachsen, im Längsschnitte. Lage wie in Figur 3 *a*. Der Pfeil zeigt Lage und Richtung des Archegonhalses.

Figur 9 (350). Ein noch im Archegone eingeschlossener Embryo, auf der Prothallium-Oberseite gewachsen.

Figur 10 (350). Embryo, etwa dem in Figur 9 dargestellten Entwicklungsstadium entsprechend, aber kugelig, was, wie man sogleich sieht, in der zurückgebliebenen Entwicklung des Cotyledo und des diesem angehörigen Theiles des epibasalen Gliedes seinen Grund hat.

Figur 11 (10). An der Prothallium-Unterseite entwickeltes Pflänzchen mit ausgewachsenem Cotyledo. *F.* Fuss, *Sch.* Stammscheitel.

Figur 12 (10). Prothallium und Embryo an der Oberseite des Prothalliums entwickelt. (Cultur in von unten beleuchteten Uhrschälchen, vergl. p. 209.)

Figur 13 (10). Embryo aus der Cultur *b*, p. 205 (vergl. auch p. 225) mit dichotomirter Wurzel. Die beiden Wurzelspitzen waren von mehreren gemeinsamen Kappen der Wurzelhaube bedeckt; der Gefässbündel setzte sich jedoch nur bis unter einen Scheitel fort.

Figur 14 (10). Embryo aus der Cultur *b* (p. 205) mit stark entwickelter Keimwurzel.



Leitgeb: Studien über Entwicklung der Farne.

Leitgeb gez.

Scharf lith.

Sitzungsb. d. k. Akad. d. W. math. nat. Cl. LXXX. Bd. I. Abth. 1879.

Lit.Anst. v. Th. Schneider's We. u. Presuhn Graz